

青藏高原东南缘五种火绒草属植物的核型*

王广艳^{1,2,4}, 孟 盈^{1,2,3}, 聂泽龙¹, 杨永平^{1,2,3**}

(1 中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学重点实验室, 云南 昆明 650201; 2 中国科学院昆明植物研究所西南野生生物种质资源库, 云南 昆明 650201; 3 中国科学院青藏高原研究所昆明部, 云南 昆明 650201; 4 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 报道我国青藏高原东南缘 5 种 6 个居群火绒草属植物的染色体数目和核型。银叶火绒草 *Leontopodium souliei* $2n=2x=24=13M+8m+3sm$, 1B; 坚杆火绒草 *L. franchetii* $2n=2x=26=6M+18m+2sm$, 2A; 华火绒草 *L. sinense*; 四川木里海拔 2 406 m 的居群: $2n=2x=26=4M+22m$, 1B, 四川木里海拔 3 074 m 居群: $2n=4x=52=16M+36m$, 1B; 美头火绒草 *L. calocephalum* $2n=4x=48=3M+43m+2sm$, 1B; 毛香火绒草 *L. stracheyi* $2n=4x=48=13M+35m$, 1A。对现有的染色体资料分析表明: 火绒草属的染色体核型比较对称, 但种间具一定的变异; 多倍化可能是该属在我国青藏高原及其周边地区发生强烈物种分化的重要原因之一。

关键词: 火绒草属; 青藏高原; 染色体数目; 核型; 多倍体

中图分类号: Q 943

文献标识码: A

文章编号: 2095-0845(2013)03-355-06

Karyotypes of Five *Leontopodium* Species from the Southeastern Qinghai-Tibet Plateau, Southwest China

WANG Guang-Yan^{1,2,4}, MENG Ying^{1,2,3}, NIE Ze-Long¹, YANG Yong-Ping^{1,2,3**}

(1 Key Laboratory of Biodiversity and Biogeography, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 2 Plant Germplasm and Genomics Center, China Germplasm Bank of Wild Species, Kunming Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 3 Institute of Tibetan Plateau Research at Kunming, Chinese Academy of Sciences, Kunming 650201, China; 4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: The chromosome numbers and karyotypes of five species of the genus *Leontopodium* (Asteraceae) from Southeastern Qinghai-Tibet Plateau, Southwest China were investigated. Three species were studied karyomorphologically and reported for the first time: *L. franchetii* $2n=2x=26=6M+18m+2sm$, 2A; *L. calocephalum* $2n=4x=48=3M+43m+2sm$, 1B; *L. stracheyi* $2n=4x=48=13M+35m$, 1A. Two species *L. souliei* and *L. sinense* presented different chromosome numbers and karyotypes from the previous reports, that is, *L. souliei* $2n=2x=24=13M+8m+3sm$, 1B; *L. sinense*, the population collected at altitude 2 406 m a.s.l. Muli County, Sichuan Province: $2n=2x=26=4M+22m$, 1B, the population collected at altitude 3 074 m a.s.l. Muli County, Sichuan Province: $2n=4x=52=16M+36m$, 1B. The comparison of existent chromosomal data indicates that *Leontopodium* is a genus with symmetry karyotype, but diversified obviously among different species. Polyploidization might have played an important role in the speciation and evolution of *Leontopodium* on the Qinghai-Tibet Plateau and its southeastern peripheral regions.

Key words: *Leontopodium*; Qinghai-Tibet Plateau; Chromosome number; Karyotype; Polyploidy

* 基金项目: 科技部科技基础性工作专项重点项目 (2007FY110100); 国家自然科学基金项目 (31270273, 41271058); 中国科学院生命科学领域基础前沿专项项目 (KSCX2-EW-J-24); 国家重点基础研究发展计划 (2010CB951704)

** 通讯作者: Author for correspondence; E-mail: yangyp@mail.kib.ac.cn

收稿日期: 2013-03-14, 2013-04-11 接受发表

作者简介: 王广艳 (1987-) 女, 博士研究生, 从事植物分子系统及细胞地理学研究。E-mail: wangguangyan@mail.kib.ac.cn

火绒草属 (*Leontopodium* R. Br. ex Cass.) 隶属于菊科 (Asteraceae) 鼠麴草族 (Gnaphalieae), 广泛分布于亚洲的热带和亚热带高山地区, 少数延至温带和寒带, 个别达北美, 全属约 58 种; 我国有 36 种, 17 个种为我国特有种, 分布于东北、西北、华北及西南地区, 青藏高原—横断山区尤为丰富 (黄利权和伍义行, 2004; Chen 和 Bayer, 2011)。分子系统发育研究表明: 火绒草属 (含君范菊属) 为单系类群, 是东喜马拉雅较为典型的属; AFLP (扩增片段长度多态性) 进一步表明我国西南地区是火绒草属的多样性中心, 也可能是该属的起源地 (Safer 等, 2011), 其扩散到欧洲的路线也已被证明 (Anderberg, 1991; Blösch 等, 2010)。

目前, 已有染色体报道的火绒草属植物有 13 个种, 体细胞的染色体分别为 $2n=24, 26, 28, 48, 49, 50, 52, 72, 73$, 推测其染色体基数为 $x=12, 13$ 或 14 (Krogulevich, 1971, 1978; Siljak, 1977; Murin 和 Paclova, 1979; Zhukova, 1980; Nishikawa, 1985; Vir Jee 和 Kachroo, 1985; Khatoon 和 Ali, 1988; Probatova, 2004, 2005, 2006; Meng 等, 2012)。本文报道了 5 种 6 个居群火绒草属植物的染色体数目和核型, 为进一步理解青藏高原及周边地区本属植物的起源与进化提供细胞学方面的证据。

1 材料和方法

实验材料的采集地点见表 1。凭证标本藏于中国科学院昆明植物研究所标本馆 (KUN)。成熟种子于 $24\text{ }^{\circ}\text{C}$ 恒温箱中发芽, 待根尖生长至 $0.5\sim1.5\text{ cm}$ 时, 取下根尖, 于室温下置于 $0.003\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 8-羟基喹啉溶液中预处理 $4\sim5\text{ h}$, 蒸馏水冲洗根尖, 用卡诺氏固定液 (冰醋酸:乙醇=1:3) 于 $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ 条件下固定 1 h , 固定后的材料经水洗, 用解离液 ($1\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}\text{HCL}$:45% 冰醋酸=1:1) 于 $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ 水浴中解离 $1\sim2\text{ min}$, 1% 醋酸地衣红染色。常规方法压片镜检。经镜检挑选染色体分散良好的细胞, 中性树胶封片, 拍照。统计 $30\sim50$ 个细胞, 以其中 85% 以上细胞具有的恒定一致的染色体数作为该材料的染色体数。

染色体类型按 Levan 等 (1964) 的方法分析, 核型不对称性分别采用了 Stebbins (1971) 以及 Paszko (2006) 新提出的更为精确的 AI 值。 $\text{AI}=\text{CV}_{\text{CL}}*\text{CV}_{\text{CL}}/100$, AI 值反映了染色体长度 (CV_{CL}) 和着丝点变化 (CV_{CL}) 之间的关系。

2 结果与分析

2.1 银叶火绒草 *L. souliei* Beauv.

银叶火绒草的染色体数目 $2n=24$, 核型公式为 $2n=2x=24=13\text{M}+8\text{m}+3\text{sm}$, 核型类型为 1B (图 1: 1; 表 2), 其染色体长度变化范围为 $1.25\sim2.63\text{ }\mu\text{m}$, 臂比值为 2.10, 不对称系数 $\text{AI}=2.29$ (表 2)。本研究结果与 Meng 等 (2012) 采自西藏左贡的居群不同, 后者的染色体核型公式为 $2n=52=32\text{m}+20\text{sm}$, 为 1A 核型。

2.2 坚杆火绒草 *L. franchetii* Beauv.

坚杆火绒草的染色体数目和核型为首次报道。染色体数目 $2n=26$, 核型公式为 $2n=2x=26=6\text{M}+18\text{m}+2\text{sm}$, 核型类型为 2A (图 1: 2; 表 2), 其染色体长度变化范围为 $1.63\sim3.00\text{ }\mu\text{m}$, 臂比值为 1.85, 不对称系数 $\text{AI}=1.52$ (表 2)。

2.3 华火绒草 *L. sinense* Hemsl.

华火绒草采自四川木里的不同海拔的 2 个居群, 海拔分别为 2406 m 和 3074 m , 其染色体的数目和核型不同。前者的染色体数目是 $2n=26$, 核型公式为 $2n=2x=26=4\text{M}+22\text{m}$, 核型类型为 1B (图 1: 3; 表 2), 其染色体长度的变化范围为 $1.75\sim3.75\text{ }\mu\text{m}$, 臂比值为 2.14, 不对称系数 $\text{AI}=1.33$ (表 2); 后者的染色体数目 $2n=52$, 核型公式为 $2n=4x=52=16\text{M}+36\text{m}$, 核型类型为 1B (图 1: 4; 表 2), 其染色体长度的变化范围为 $1.13\sim2.38\text{ }\mu\text{m}$, 臂比值为 2.11, 不对称系数 $\text{AI}=1.38$ (表 2)。本研究结果与 Meng 等 (2012) 采自西藏左贡的居群不同, 后者的染色体核型公式为 $2n=28=22\text{m}+6\text{sm}$, 为 2B 核型。

2.4 美头火绒草 *L. calocephalum* (Franch.) P. Beauv.

美头火绒草的染色体数目和核型, 属首次报道。染色体数目是 $2n=48$, 核型公式为 $2n=4x=48=3\text{M}+43\text{m}+2\text{sm}$, 核型类型为 1B (图 1: 5; 表 2), 其染色体长度的变化范围为 $1.25\sim2.50\text{ }\mu\text{m}$, 臂比值为 2.00, 不对称系数 $\text{AI}=1.09$ (表 2)。

2.5 毛香火绒草 *L. stracheyi* (Hook. f.) C. B. Clarke ex Hemsl.

毛香火绒草的染色体数目和核型, 属首次报道。染色体数目是 $2n=48$, 核型公式为 $2n=4x=48=13\text{M}+35\text{m}$, 核型类型为 1A (图 1: 6; 表 2), 其染色体长度的变化范围为 $1.25\sim2.38\text{ }\mu\text{m}$, 臂

表 1 材料采集信息表
Table 1 Samples and their locality information

编号 No.	种名 Taxon	采集地 Locality	GPS	海拔 Altitude/m	凭证标本号 Vouchers
1	<i>L. souliei</i> Beauv.	Sichuan, Muli	N 28°08'25", E 101°09'56"	3 669	nie1129
2	<i>L. franchetii</i> Beauv.	Yunnan, Zhongdian	N 27°47'41", E 99°50'29"	3 406	nie1487
3	<i>L. sinense</i> Hemsl.	Sichuan, Muli	N 27°46'17", E 101°13'56.23"	2 406	nie1207
		Sichuan, Muli	N 27°43'15", E 101°14'06"	3 074	nie1174
4	<i>L. calocephalum</i> (Franch.) P. Beauv.	Sichuan, Ganzi	N 29°07'22", E 99°59'41.8"	4 012	yangyp-Q-2242
5	<i>L. stracheyi</i> Clarke ex Hemsl.	Sichuan, Ganzi	N 28°23'41", E 100°22'59.3"	4 174	yangyp-Q-2290

表 2 五种火绒草属植物染色体参数
Table 2 Chromosomal data of five *Leontopodium* species

No.	Taxon	Range/ μm SC-LC	Ratio LC/SC	S/ μm Mean($\pm\text{SD}$)	L/ μm Mean($\pm\text{SD}$)	CL/ μm Mean($\pm\text{SD}$)	CI Mean($\pm\text{SD}$)	AI	Type	Karyotype formula
1	<i>L. souliei</i> Beauv.	1.25–2.63	2.10	0.76(± 0.18)	0.88(± 0.19)	1.64(± 0.33)	46.08(± 5.25)	2.29	1B	$2n=2x=24=13M+8m+3sm$
2	<i>L. franchetii</i> Beauv.	1.63–3.00	1.85	1.02(± 0.12)	1.29(± 0.26)	2.31(± 0.31)	44.45(± 5.03)	1.52	2A	$2n=2x=26=6M+18m+2sm$
3	<i>L. sinense</i> Hemsl.	1.75–3.75 1.13–2.38	2.14 2.11	1.11(± 0.24) 0.79(± 0.15)	1.31(± 0.22) 0.95(± 0.17)	2.42(± 0.44) 1.75(± 0.28)	45.53(± 3.32) 45.43(± 3.92)	1.33 1.38	1B 1B	$2n=2x=26=4M+22m$ $2n=4x=52=16M+36m$
4	<i>L. calocephalum</i> (Franch.) P. Beauv.	1.25–2.50	2.00	0.86(± 0.13)	1.10(± 0.17)	1.96(± 0.25)	43.93(± 3.75)	1.09	1B	$2n=4x=48=3M+43m+2sm$
5	<i>L. stracheyi</i> Clarke ex Hemsl.	1.25–2.38	1.90	0.82(± 0.13)	0.96(± 0.14)	1.78(± 0.25)	46.16(± 3.11)	0.95	1A	$2n=4x=48=13M+35m$

No. 材料编号; SC. 最短染色体长度; LC. 最长染色体长度; L. 长臂的平均长度; S. 短臂的平均长度; CL. 染色体的总长度; CI. 平均着丝点指数; AI. 不对称指数 (Paszko, 2006); Type. 核型类型 (Stebbins, 1971); M. 正中部着丝点; m. 近中部着丝点; sm. 近中部着丝点; 标准差

No. accession; SC. the shortest chromosome length; LC. the longest chromosome length; L. mean length of long arm; S. mean length of short arm; CL. mean length of chromosome; CI. mean centromeric index; AI. asymmetry induce according to Paszko (2006); Type. the classification of karyotypes in relation to their degree of asymmetry according to Stebbins (1971); M. median point; m. median region; sm. submetacentric; SD. Standard deviation

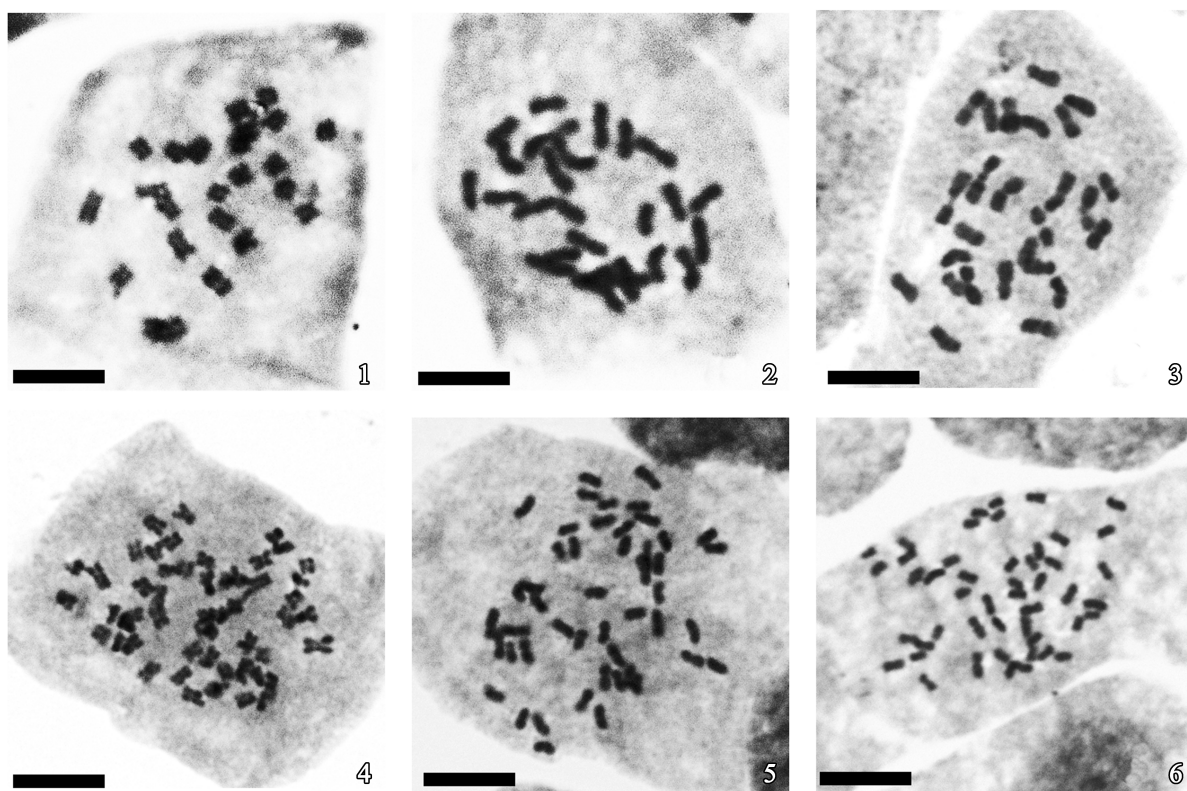


图1 五种火绒草属植物的有丝分裂细胞图

1. 银叶火绒草 (四川省木里县); 2. 坚杆火绒草 (云南省中甸县); 3. 华火绒草 (四川省木里县, 海拔 2 406 m); 4. 华火绒草 (四川省木里县, 海拔 3 074 m); 5. 美头火绒草 (四川省甘孜县); 6. 毛香火绒草 (四川省甘孜县)。比例尺=5 μ m

Fig.1 Mitotic nuclei and metaphase chromosomes of five *Leontopodium* species

1. *L. souliei* (Muli, Sichuan); 2. *L. franchetii* (Zhongdian, Yunnan); 3. *L. sinense* (Muli, Sichuan; altitude: 2 406 m); 4. *L. sinense* (Muli, Sichuan; altitude: 3 074 m); 5. *L. calocephalum* (Ganzi, Sichuan); 6. *L. stracheyi* (Ganzi, Sichuan). Scale bar=5 μ m

比值为 1.90, 不对称系数 $AI=0.95$ (表 2)。

3 讨论

对该属现有染色体数据的统计分析发现: 已报道的火绒草属植物的染色体数目为 $n=12, 13, 14$ 或 $2n=24, 26, 28, 48, 49, 50, 52, 73$ (Krogulevich, 1971, 1978; Siljak, 1977; Murin 和 Paclova, 1979; Zhukova, 1980; Nishikawa, 1985; Vir Jee 和 Kachroo, 1985; Khatoon 和 Ali, 1988; Probatova, 2004, 2005, 2006; Meng 等, 2012)。Watanabe 等 (1999) 指出鼠麴族的染色体基数可能是 $x=14$; 分子的数据支持了“FLAG 分支”中的火绒草属、絮菊属、蝶须属和棕苞紫绒草属的染色体基数为 $x=14$, 并且是异源多倍体的起源 (Galbany-Casals 等, 2010; Smissen 等, 2011)。Meng 等 (2012) 指出 $x=12, 13$ 可能由 $x=14$

通过非整倍性减少进化而来的。染色体非整倍性变化在菊科其它属中也比较常见, 如蓟属 *Cirsium*、刺头菊属 *Cousinia*、蒿属 *Artemisia* (Susanna 等, 2003; Valles 等, 2003; Ghaffari 等, 2006; Ozcan 等, 2008; Sanz 等, 2008; Djavadi 和 Attar, 2010; Melahat 等, 2011)。本研究结果表明: 银叶火绒草、美头火绒草和毛香火绒草的染色体基数为 $x=12$, 其中银叶火绒草为二倍体, 美头火绒草和毛香火绒草为四倍体; 坚杆火绒草和华火绒草的染色体基数为 $x=13$, 其中四川木里海拔较高的华火绒草居群为四倍体。本研究与 Meng 等 (2012) 对本属植物其它种的研究结果一致, 染色体数目为 $2n=24, 26, 48, 52$, 包括二倍体和四倍体, 染色体基数为 $x=12$ 和 13。对于银叶火绒草和华火绒草两个种, 本研究中染色体数目和不对称性核型与 Meng 等 (2012) 报道的结果

均不一致, 这表明火绒草属染色体正在进行剧烈的分化, 包括多倍化和非整倍化。

对现有火绒草属植物染色体资料统计分析我们还发现, 该属具二倍体、四倍体和六倍体, 多倍体占已报道种的比例达到了 54%, 其中高倍性的种多见于俄罗斯地区, 高倍性的产生可能与该地区在第四纪的冰期和间冰期交替, 植物染色体随分布区变化而发生加倍所致 (Brochmann 等, 2004)。Meng 等 (2012) 报道产自青藏高原的银叶火绒草 (*L. souliei*) 和矮火绒草 (*L. nanum*) 为四倍体, 弱小火绒草 (*L. pusillum*) 为六倍体; 本研究发现华火绒草、美头火绒草和毛香火绒草均为四倍体。这些多倍体的形成也可能与青藏高原寒冷、干旱气候环境以及冰期和间冰期更替相关 (Löve 和 Löve, 1949, 1967; Grant, 1981)。我们进一步推断多倍体对火绒草属在青藏高原物种分化起到重要作用。由于目前本属植物的染色体研究还较少, 因此系统阐述火绒草属的染色体进化机制有待进一步的研究。

对于本属植物的核型不对称性主要有 Stebbin's 1A、2A、1B 以及 Meng 等 (2012) 报道的 2B 型; 核型不对称性系数 AI 值的变异范围为 0.95 ~ 2.29, 这些数据表明火绒草属的染色体属于比较对称的核型, 但在不同种间具有一定的变异。染色体的核型不对称性是细胞学研究中重要的量化指标, 但 Paszko (2006) 认为 Stebbins 的核型不对称性很难准确地反映染色体的不对称性, 因此在综合考虑了染色体长短及着丝粒位置的变异情况的基础上, 提出了更为精确的不对称性量化参数 AI 值, 其中 AI 值越高, 不对称性越强。本文采用了 Paszko 的 AI 值以比较火绒草属的核型不对称性, 毛香火绒草的 AI 值为 0.95, 其倍性水平为四倍体, 而银叶火绒草的 AI 为 2.29, 其倍性水平位二倍体; 美头火绒草的 AI 值为 1.09, 其倍性水平为四倍体, 而坚杆火绒草的 AI 值为 1.52, 其倍性水平为二倍体。因此, 我们的研究结果支持了 Meng 等 (2012) 提出的火绒草属中倍性水平与核型的不对称没有明显的相关性。

致谢 感谢中国科学院昆明植物研究所陈家辉老师在种子采集及标本鉴定方面提供的帮助; 张春玲女士在实验工作方面的大力支持。

〔参 考 文 献〕

- 黄利权, 伍义行, 2004. 火绒草及火绒草属植物研究进展 [J]. 中兽医医药杂志, **3**: 24—26
- Anderberg AA, 1991. Taxonomy and phylogeny of the tribe Gnaphalieae (Asteraceae) [J]. *Opera Botanica*, **104**: 1—195
- Blösch C, Dickoré WB, Samuel R *et al.*, 2010. Molecular phylogeny of the Edelweiss (*Leontopodium*, Asteraceae-Gnaphalieae) [J]. *Edinburgh Journal of Botany*, **67**: 235—264
- Brochmann C, Brysting AK, Alsos IG *et al.*, 2004. Polyploidy in arctic plants [J]. *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**: 521—536
- Chen YS, Bayer RJ, 2011. *Leontopodium* R. Brown [A]. In: *Flora of China* [M]. Beijing: Science Press, **20**: 778—788
- Djavadi SB, Attar F, 2010. New chromosome counts in the genus *Cousinia* (Asteraceae, Cardueae) from Iran [J]. *Willdenowia*, **40**: 351—357
- Galbany-Casals M, Andrés-Sánchez S, Garcia-Jacas N *et al.*, 2010. How many of Cassini anagrams should there be? Molecular systematics and phylogenetic relationships in the Filago group (Asteraceae, Gnaphalieae), with special focus on the genus *Filago* [J]. *Taxon*, **59**: 1671—1689
- Ghaffari SM, Garcia-Jacas N, Susanna A, 2006. New chromosome counts in the genus *Cousinia* (Asteraceae) from Iran [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **151**: 411—419
- Grant V, 1981. *Plant Speciation*, 2nd ed [M]. New York: Columbia University Press
- Khatoon S, Ali SI, 1988. Chromosome numbers in Compositae from Pakistan [J]. *Candollea*, **43**: 455—465
- Krogulevich RE, 1971. The role of polyploidy in the genesis of the alpine flora of the Stanovoye Nagorye Mountains. The ecology of the flora of the Trans-Baikal region [J]. *Irkutsk*, 115—214
- Krogulevich RE, 1978. *Kariologicheskij Analiz Vidov Flory Vost-Ochnogo Sajana* [M]. Novosibirsk: V Flora Pribajkal'ja. Nauka
- Levan A, Fredga K, Sandberg AA, 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes [J]. *Hereditas*, **52**: 201—220
- Löve A, Löve D, 1949. The geobotanical significance of polyploidy. I. polyploidy and latitude [J]. *Portugaliae Acta Biologica Series A*, 273—352
- Löve A, Löve D, 1967. Polyploidy and altitude: Mt. Washington [J]. *Biologische Zentralblatt*, **86**: 307—312
- Meng Y, Nie ZL, Sun H *et al.*, 2012. Chromosome numbers and polyploidy in *Leontopodium* (Asteraceae: Gnaphalieae) from the Qinghai-Tibet Plateau of S. W. China [J]. *Caryologia*, **65** (2): 87—93
- Melahat O, Hayirlioglu-Ayaz S, Inceer H, 2011. Chromosome reports in some *Cirsium* (Asteraceae, Cardueae) taxa from north-east Anatolia [J]. *Caryologia*, **64**: 55—66
- Murin A, Paclova L, 1979. In *IOPB Chromosome Number Reports LX-*

- IV [M]. *Taxon*, **28**: 403—405
- Nishikawa T, 1985. Chromosome counts of flowering plants of Hokkaido (9) [J]. *Natural Science*, **36**: 25—40
- Ozcan M, Hayirlioglu-Ayaz S, Inceer H, 2008. Chromosome counts of some *Cirsium* (Asteraceae, Cardueae) taxa from Turkey [J]. *Caryologia*, **61**: 375—382
- Paszko B, 2006. Acritical review and a new proposal of karyotype asymmetry indices [J]. *Plant Systematics and Evolution*, **258**: 39—48
- Probatova NS, Rudyka EG, Kozhevnikov AE *et al.*, 2004. Chromosome numbers in some representatives of the flora of the Primorsky Territory [J]. *Botanicheskii Zhurnal*, **89** (7): 1209—1217
- Probatova NS, 2005. A progress in the study of the chromosome numbers of rare and endemic species of the flora of the Russian Far East [J]. *Karyology, Karyosystematics and Molecular Phylogeny*, 85—86
- Probatova NS, 2006. Chromosome numbers of plants of the Primorsky Territory, the Amur River basin and Magadan region [J]. *Botanicheskii Zhurnal*, **91** (3): 491—509
- Safer S, Tremetsberger K, Guo YP *et al.*, 2011. Phylogenetic relationships in the genus *Leontopodium* (Asteraceae: Gnaphalieae) based on AFLP data [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **165**: 364—377
- Sanz M, Vilatersana R, Hidalgo O *et al.*, 2008. Molecular phylogeny and evolution of floral characters of *Artemisia* and allies (Anthemideae, Asteraceae): evidence from nrDNA ETS and ITS sequences [J]. *Taxon*, **57**: 66—78
- Siljak S, 1977. In *IOPB Chromosome Number Reports LVII* [M]. *Taxon*, **26**: 443—452
- Smitsen RD, Galbany-Casals M, Breitwieser I, 2011. Ancient allopolyploidy in the everlasting daisies (Asteraceae: Gnaphalieae): Complex relationships among extant clades [J]. *Taxon*, **60**: 649—662
- Stebbins GL, 1971. *Chromosomal Evolution in Higher Plants* [M]. London: Edward Arnold Ltd
- Susanna A, Garcia-Jacas N, Vilatersana R *et al.*, 2003. New chromosome counts in the genus *Cousinia* and the related genus *Schmalhausenia* (Asteraceae, Cardueae) [J]. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **143**: 411—418
- Valles J, Torrell M, Garnatje T *et al.*, 2003. The genus *Artemisia* and its allies: Phylogeny of the subtribe Artemisiinae (Asteraceae, Anthemideae) based on nucleotide sequences of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers (ITS) [J]. *Plant Biology*, **5**: 274—284
- Virjee DU, Kachroo P, 1985. Chromosomal conspectus of some alpine-subalpine taxa of Kashmir Himalaya [J]. *Chromosome Information Service*, **39**: 33—35
- Watanabe K, Short PS, Denda T *et al.*, 1999. Chromosome numbers and karyotypes in the Australian Gnaphalieae and Plucheeae (Asteraceae) [J]. *Australian Systematic Botany*, **12**: 781—802
- Zhukova PG, 1980. Chromosome numbers of some Southern Chukotka plant species [J]. *Botanicheskii Zhurnal*, **65** (1): 51—59